MYKOTROPHIE UND BAUMSCHÄDEN*

WOLFGANG HEYSER, JUSTIN IKEN und FRANZ H. MEYER

1. Mykotrophie

Die jüngsten Teile der Pflanzenwurzeln verfügen über keinen wirksamen mechanischen Schutz vor eindringenden Mikroorganismen, wie er bei vielen oberirdischen Pflanzenteilen vorliegt, etwa in Form einer Kutikula oder verdickter Zellwände. Darüber hinaus bietet der Bodenraum vielen Pilzen bessere Lebensbedingungen als der Luftraum. Im Bereich jüngerer Wurzeln (der Rhizosphäre) erfahren Mikroorganismen oft eine Stimulierung durch Wurzelausscheidungen wie lösliche Kohlenhydrate, Aminosäuren und verschiedene andere organische Substanzen. All diese Faktoren tragen dazu bei, daß zahlreiche Bodenpilze die zarten nicht kutinisierten Membranen der Rhizodermis bzw. der Wurzelhaare durchdringen.

Die jüngsten Wurzeln müssen sich also mit zahlreichen Bodenpilzen auseinandersetzen. Im ungünstigsten Fall können die eindringenden Pilze (wie Vertreter der Gattungen *Pythium* oder *Fusarium*) als Parasit die Feinwurzel zugrunde richten. In anderen Fällen kann sich zwischen der Angriffskraft des in die Wurzel eingedrungenen Pilzes und der Abwehrkraft der höheren Pflanze zumindest teilweise ein Gleichgewicht einstellen. Ziehen beide Partner aus diesem Kampfgleichgewicht einen Nutzen, so liegt eine Symbiose vor; das Organ der Symbiose wird dann als Pilzwurzel oder Mykorrhiza bezeichnet (*mykos* = der Pilz, *rhiza* = die Wurzel). Bei den primitiven Formen der Symbiose dürfte es sich um einen von der höheren Pflanze abgewehrten Parasitismus von wenig aggressiveren Bodenpilzen handeln.

Aus solchen mehr zufälligen Kombinationen können sich ganz spezifische Symbiosen entwickeln mit einem stabileren Verhältnis der beiden Symbiosepartner zueinander. Erhöhen derartige Kombinationen für beide Partner die Wettbewerbschancen, so dürften die Symbiosen auch Ausbreitung und im Laufe der Evolution die Weiterentwicklung beider Partner begünstigen. Die Wechselbeziehungen in der Symbiose können im extremen Fall dazu führen, daß beide Partner obligat voneinander abhängig werden und unter natürlichen Bedingungen auf Dauer nicht alleine existenzfähig sind.

Diese obligate Abhängigkeit ist bei zahlreichen Partnern der Ektomykorrhiza gegeben (*ektos* = außen, die Pilzfäden leben außerhalb der Wurzelzellen). Hier werden die jungen Wurzeln der Wirtsbäume lückenlos von einem Pilzgeflecht umkleidet, so daß die eigentliche Wurzeloberfläche nicht mehr in direktem Kontakt mit dem Boden steht. Die Nährsalz- und Wasseraufnahme muß daher über den Pilzpartner erfolgen. Derartige Bäume sind obligat mykotroph (*trophe* = Ernährung), sie sind in ihrer Ernährung also ganz auf den Pilz angewiesen.

Die vom Pilzmantel an der Wurzeloberfläche oft weit in den Boden streichenden Pilzfäden haben einen Durchmesser von 2 bis 10 Mikrometer und können daher auch kleine Bodenhohlräume für den Baum erschließen; außerdem vermögen sie unter anderem durch Säureausscheidung schwerer lösliche Nährstoffe aufzuschließen. Ein weiterer Vorteil der Ektomykorrhiza für den Baum besteht darin, daß durch den Mykorrhizapilzpartner die Widerstandskraft gegenüber pathogenen Bodenpilzen gesteigert wird. Darüber hinaus trägt der Pilzpartner durch Beeinflussung des Hormonhaushaltes des Wirtsbaumes zu einer intensiveren Verzweigung des Wurzelsystems bei (unter anderem Abscheidung von Verbindungen mit Wuchsstoffcharakter wie β-Indolylessigsäure).

Der Pilzpartner bezieht vom Wirtsbaum lösliche Kohlenhydrate, die er für seinen Bau- und Betriebsstoffwechsel verwendet.

Die Fähigkeit des Pilzes, organische Verbindungen wie Zellulose und Lignin als Energiequelle auszunutzen, sind gering oder fehlen gar völlig, so daß er zumindest für die Fruchtkörperbildung weitgehend auf seinen Wirtsbaum angewiesen ist (die größeren Hutpilze des Waldes wie Steinpilz, Marone, Fliegenpilz, Täublinge und Reizker sind Mykorrhizapilze).

Die Vorteile, die die Ektomykorrhiza beiden Partnern im Existenzkampf bietet, ermöglichen ihnen, auch extreme Standorte zu besiedeln. So treffen wir an der Kältegrenze des Waldes und an der Trockengrenze zur Steppe fast ausschließlich Bäume mit obligater Ektomykorrhiza (wie Kiefern, Eichen, Fichten, Lärchen). Damit ist eine Parallele zu den Flechten gegeben, die zum Teil ebenfalls auf extreme Standorte vordringen können, die keiner der beiden Symbiosepartner auf Dauer alleine zu besiedeln vermag, zum Beispiel Steilfelsen der alpinen Stufe oder die Spritzwasserzone an Felsküsten.

Weltweit liegen zahlreiche Beobachtungen vor, die darauf hinweisen, daß die Begründung eines Waldbestandes mit obligat mykotrophen Bäumen nicht gelingt, solange die passenden Pilzpartner fehlen. Wegen der engen gegenseitigen Abhängigkeit der beiden Symbiosepartner wurde für den Organismenkomplex Baum/Mykorrhizapilz der Name Ektotroph geprägt und begrifflich den Flechten (Organismenkomplex Alge/Pilz) an die Seite gestellt. In ökologischer und physiologischer Hinsicht sind die gegenseitigen Verflechtungen zwischen beiden Symbiosepartnern bei ektotrophen Bäumen und Flechten so eng, daß eine Parallelisierung durchaus gerechtfertigt erscheint; in einem Punkt besteht jedoch ein wesentlicher Unterschied: Während bei den Flechten die Vermehrung von einmal „gut gelungenen" Kombinationen Pilz/Alge durch Thallusbruchstücke die Regel ist, muß die Kombination Baum/Mykorrhizapilz während der Entwicklung eines Baumes immer wieder neu erfolgen, und zwar nicht nur bei den Baumsämlingen, sondern auch bei erwachsenen Bäumen. Die für das Entstehen einer Symbiose geeigneten Feinwurzeln haben nämlich nur eine begrenzte Lebensdauer und werden, ähnlich wie die Blätter bzw. Nadeln, rhythmisch erneuert. Hierin liegt für die obligat mykotrophen Bäume eine größere Gefahr, denn vom Menschen ausgehende Umweltveränderungen können einen oder beide Partner negativ beeinflussen und damit auch die komplizierten Wechselwirkungen beim Zustandekommen und Erhalt einer Ektomykorrhiza. Der auffallende Rückgang der Fruchtkörper vieler Mykorrhizarten in unseren Wäldern ist ein deutliches Alarmsignal!

* Herrn Prof. Dr. Dr. H. ELLENBERG zur Vollendung seines 75. Lebensjahres gewidmet.

Tabelle 1:	**Zusammenstellung der in 19 Bremer Grünanlagen und waldartigen Gehölzen untersuchten Baumarten. Diese wurden nach erkennbaren Schadsymptomen eingruppiert in 5 Klassen, die sich streng nach den in der forstlichen Praxis benutzten Schadstufen richten, wobei allerdings zur deutlicheren Abgrenzung Zwischenstufen aufgeführt wurden. In der Tabelle sind außer den Namen die Herkunftsgebiete, das Auftreten von Mykorrhizen (nach den im Text erläuterten Mykorrhizierungsgraden 1,2,3 und 4, Mykorrhizierungsgrad, gekennzeichnet durch *) sowie die Anzahl (Zahlenangabe gekennzeichnet mit **) der untersuchten Exemplare mit einem Mindeststammumfang von 50 cm angegeben.**						
Überwiegend Schadstufe 0	Silber-Ahorn _Acer saccharinum_ Nord-Amerika 2* **39	Gewöhnl. Roßkastanie _Aesculus hippocastanum_ Rotblütige Roßkastanie, _Aesculus x carnea_ Pavie, _Aesculus pavia_ Balkan, Nord-Amerika 1* **38	Götterbaum, _Ailanthus altissima_ China 1* **31	Lavalles Weißdorn, _Crataegus x lavallei_ Nord-Amerika 2* **22	Butternuß, _Juglans cinerea_ Nord-Amerika 3* **10	Tulpenbaum, _Liriodendron tulipifera_ Nordamerika 1* **56	Magnolie, _Magnolia_ Gurken-, _acuminata_ Kobushi-, _kobus_ Weiden- _salicifolia_ blättrig Tulpen-, _x soulan-_ Japan _giana_ N-Amerika 1* **15
13 der untersuchten Baumarten	Chinesisches Rotholz, _Metasequoia glyptostroboides_ China 1* **21	Gewöhnliche Platane, _Platanus x acerifolia_ Nord-Amerika 1* **24	Balsam-Pappel, _Populus balsamifera_ Nord-Amerika 2* **52	Schwarz-Pappelbastard, _Populus x canadensis_ Nord-Amerika 2* **53	Kaukasische Flügelnuß, _Pterocarya fraxinifolia_ Kaukasus 2* **14	Sumpf-Zypresse, _Taxodium distichum_ Nord-Amerika 1* **21	
Überwiegend zwischen Schadstufe _0 und 1_	Eschen-Ahorn, _Acer negundo_ Nord-Amerika 2* **21	Eß-Kastanie, _Castanea sativa_ Süd-Europa 3* **20	Nootka-Scheinzypresse, _Chamaecyparis nootkatensis_ Lawsons Scheinzypresse, _Chamaecyparis lawsoniana_ Nord-Amerika 2* **25	Wald-Hasel, _Corylus avellana_ Europa 2* **20	Baum-Hasel, _Corylus colurna_ Südost-Europa 2* **31	Gemeine Esche, _Fraxinus excelsior_ Manna-Esche, _Fraxinus ornus_ Europa Süd-Europa 1* **94	Amerikanische Gleditschie, _Gleditsia triacanthos_ Nord-Amerika 1* **20
	Gemeine Stechpalme, _Ilex aquifolium_ Süd-Europa 1* **23	Gemeiner Goldregen, _Laburnum anagyroides_ Süd-Europa 1* **21	Berliner Lorbeer-Pappel, _Populus x berolinensis_ Nord-Asien 2* 24	Grau-Pappel, _Populus x canescens_ Silber-Pappel, _Populus alba_ Europa 2* **56	Süß-Kirsche _Prunus avium_ Europa 2* **17	Spätblühende Trauben-Kirsche _Prunus serotina_ Nord-Amerika 2* **32	Sumpf-Eiche _Quercus palustris_ Scharlach-Eiche, _Quercus coccinea_ Nord-Amerika 4* **20
21 der untersuchten _Baumarten_	Rot-Eiche, _Quercus rubra_ Nord-Amerika 4* **32	Robinie, _Robinia pseudacacia_ Nord-Amerika (in Europa seit 1601) 1* **38	Silber-Weide, _Salix alba_ Europa 2* **177	Schwarzer Holunder, _Sambucus nigra_ Europa 1* **46	Gemeine Mehlbeere, _Sorbus aria_ Schwedische Mehlbeere, _Sorbus intermedia_ Europa, N.-Europa 2* 38	Abendl. Lebensbaum, _Thuja occidentalis_ Riesen-Lebensbaum, _Thuja plicata_ Nord-Amerika 1* **20	Linde, _Tilia_ Sommer-, _platyphyllos_ Winter-, _cordata_ Holland., _x vulgaris_ Silber-, tomentosa Europa Süd-Europa 2* **134
Überwiegend	Feld-Ahorn, _Acer campestre_ Europa 2* **27	Spitz-Ahorn, _Acer platanoides_ Europa 2* **63	Berg-Ahorn, _Acer pseudoplatanus_ Europa 2* **58	Schwarz-Erle, _Alnus glutinosa_ Europa 2* **382	Grau-Erle, _Alnus incana_ Europa 2* **45	Kupfer-Felsenbirne, _Amelanchier lamarckii_ Nord-Amerika 2* **40	Gemeine Hainbuche, _Carpinus betulus_ Europa 4* **93
Schadstufe 1 Weißdorn 16 der untersuchten	Eingriffeliger _Crataegus monogyna_ Europa 2* **54	Zitter-Pappel, _Populus tremula_ Europa 2* **45	Frühblühende Traubenkirsche _Prunus padus_ Europa 2* **24	Holz-Birne, _Pyrus communis_ Europa 2* **29	Trauben-Eiche, _Quercus petraea_ Europa 4* **15	Gemeine Eberesche, _Sorbus aucuparia_ Europa 2* **50	Gemeine Eibe, _Taxus baccata_ Europa 1* **59
Baumarten	Hemlock- _Tsuga_ tanne Kana- Weißdorn dische-, Westliche-, _canadensis_ _hetero-_ Nord- _phylla_ Amerika 4* **43	Ulme _Ulmus_ Feld-, _U. carpinifolia_ Holländische-, _U. x hollandica_ Berg-, _U. glabra_ Säulen-, _U. g. 'Exomensis'_ Europa 2* **83					
Überwiegend zwischen Schadstufe 1 und 2	Gemeine Birke, _Betula pendula_ Europa 3* **83	Erbsenfr. Scheinzypresse _Chamaecyparis pisifera:_ 'Filifera' 'Plumosa' 'Squarrosa' Japan 2* **33	Rot-Buche, _Fagus sylvatica_ Europa 4* 217	Stech-Fichte, (Blautanne) _Picea pungens_ Nord-Amerika 4* **14	Schwarz-Kiefer, _Pinus nigra_ Südost-Europa 4* **32	Weymouths Kiefer, _Pinus strobus_ Nord-Amerika 4* **28	Gemeine Kiefer, _Pinus sylvestris_ Europa 4* **73
10 der untersuchten Baumarten	Douglasie, _Pseudotsuga menziesii_ Nord-Amerika 4* **30	Stiel-Eiche, _Quercus robur_ Europa 4* **379	Hänge-Dotter-Weide, _Salix alba_ 'Tristis' Herkunft unbekannt 2* **18				a
Überwiegend Schadstufe 2 2 der untersuchten Baumarten	Europäische Lärche, _Larix decidua_ Europa 4* **48	Gemeine Fichte, _Picea abies_ Europa 4* **60					

Weniger ausgeprägt ist die Abhängigkeit von den Mykorrhizapilzen bei den fakultativ mykotrophen Baumarten, zum Beispiel Vertreter der Gattungen *Betula* und *Castanea*. Kaum abhängig von ihren Pilzpartnern sind die Bäume mit der weit verbreiteten Endomykorrhiza (*endos* = innen). Hier dringen nur wenige Pilzhyphen in einzelne Rindenzellen der Feinwurzeln ein. Ein Pilzgeflecht um die Wurzeln fehlt völlig, so daß die Wurzeloberfläche noch in direktem Kontakt zum Boden steht und daher Nährsalze und Wasser unmittelbar aufzunehmen vermag.
Hinsichtlich der Abhängigkeit der Bäume von Mykorrhizapilzen lassen sich folgende vier Klassen aufstellen:

1. ohne Mykorrhiza, gelegentlich mit Endomykorrhiza,
2. vorwiegend mit Endomykorrhiza, gelegentlich auch mit fakultativer Ektomykorrhiza,
3. mit fakultativer Ektomykorrhiza,
4. mit obligater Ektomykorrhiza.

Die Einordnung einiger Gehölzgattungen in obige Klassen ist bei MEYER (1982) aufgeführt und auch aus Tabelle 1 ersichtlich.

2. Mykotrophie und Baumschäden

In 19 verschiedenen Grünanlagen im Bremer Raum wurden 3430 Bäume mit einem Stammumfang von mindestens 50 cm nach den Kriterien der Waldschadenserhebung bonitiert. Die erste Bonitierung erfolgte im Juli/August 1985. In noch erweiterter Form wurde sie im Juli/August 1986 und 1987 wiederholt, um einerseits die Befunde zu überprüfen und andererseits Schwankungsbreiten abzuschätzen. Ursprüngliches Ziel der Bonitierung war eine genauere Erfassung des Vitalitätszustandes der Bäume in Grünanlagen (Bäume in Straßenrandnähe wurden nicht berücksichtigt).
Bei der Auswertung der Ergebnisse stellte sich heraus, daß Beziehungen zwischen dem an den einzelnen Bäumen ermittelten Schadausmaß und den an den verschiedenen Standorten vorkommenden Bodentypen (Sand bis Ton) wie auch den unterschiedlichen pH-Werten (in $CaCl_2$ 3,1—4,8) nur eine untergeordnete Bedeutung zukam. Die Abhängigkeit der einzelnen Baumarten von Mykorrhizapilzen wie auch die Gruppierung nach Herkunftsgebieten ließen jedoch in auffälliger Weise Zusammenhänge mit den ermittelten Schädigungsgraden erkennen.
An den verschiedenen Untersuchungsstandorten weisen bestimmte Baumarten keine oder nur geringe Schäden auf. Hierzu gehören zum Beispiel Platane, Balsam-Pappel, Eßkastanie und Götterbaum. Demgegenüber waren andere Baumarten bzw. Gattungen durchweg nur in geschädigten Exemplaren anzutreffen, wie zum Beispiel Fichte, Kiefer, Buche und Eiche. Es fiel auf, daß trotz der recht unterschiedlichen Standortgegebenheiten sich bei einem Großteil der beurteilten Baumarten ein — auf die jeweilige Art bezogen — relativ einheitliches Schadbild erkennen ließ, während bei anderen Arten eine größere Amplitude im Schädigungsgrad zu beobachten war. Des weiteren gab es in den 3 Beobachtungsjahren, wahrscheinlich bedingt durch die unterschiedlichen Witterungsverhältnisse, kleinere Verschiebungen, die jedoch über eine halbe Schadklasse nicht hinausreichten und die Ergebnisableitungen unbeeinflußt ließen.
Um die Ergebnisse, ausgehend von der relativ großen Zahl an Einzelindividuen, zu Vergleichszwecken tabellarisch zusammenstellen zu können, wurde für jede Baumart ein aufgrund der Häufigkeitsverteilung ermittelter mittlerer Schädigungsgrad bestimmt. In Tabelle 1 sind die einzelnen Baumarten nach den so ermittelten Schaustufen eingeordnet. Die rechts unter dem Artnamen aufgeführte Zahl gibt Aufschluß über die Anzahl der bonitierten Exemplare. Bei der Aufstellung der Tabelle zeigte sich,

Tabelle 2: Absolute Häufigkeiten von Baumarten und Zeilenprozentwerte in Abhängigkeit vom Grad der Mykotrophie und der Schadklassen.

Schadklasse	Grad der Mykotrophie				Summen
	1	2	3	4	
0	7 (54 %)	5 (38 %)	1 (8 %)	—	13 (100 %)
0 — 1	7 (33 %)	11 (52 %)	1 (5 %)	2 (10 %)	21 (100 %)
1	1 (6 %)	12 (75 %)	—	3 (19 %)	16 (100 %)
1 — 2	—	2 (20 %)	1 (10 %)	7 (70 %)	10 (100 %)
2	—	—	—	2 (100 %)	2 (100 %)
Summen	15	30	3	14	62

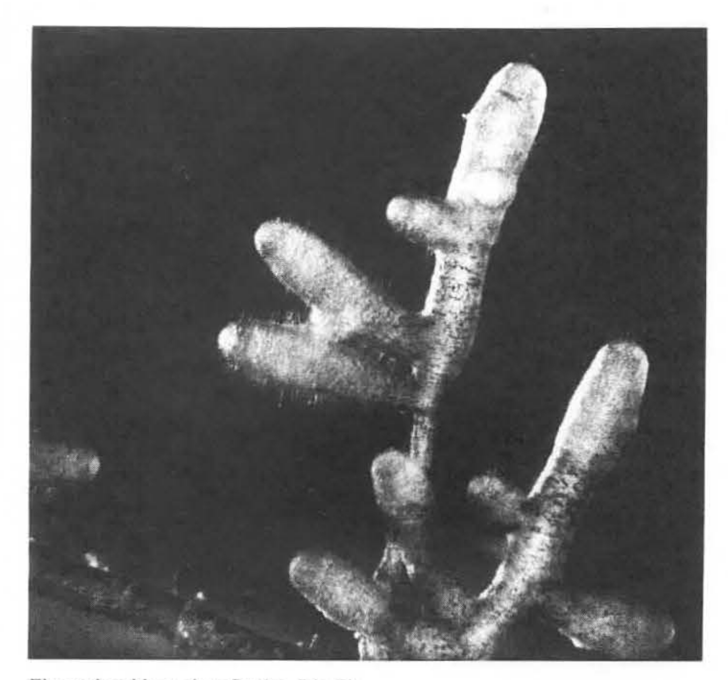
daß Arten mit obligater Ektomykorrhiza durchweg zu den am stärksten geschädigten Baumarten gehören, während Arten, die nicht auf diese Lebensgemeinschaft angewiesen sind, weniger oder gar nicht geschädigt waren. In Tabelle 1 wurde die Mykotrophieklasse links unter dem Artnamen eingetragen.
In Tabelle 2 wird der Grad der Mykotrophie mit dem der Schädigung verglichen. Für jeden Mykotrophiegrad wird dabei angegeben, wie viele Arten in welchen Schadstufen auftreten. Aus der Zusammenstellung geht hervor, daß beim Mykotrophiegrad 1 eine Häufung bei ungeschädigt oder wenig geschädigt gegeben ist, während umgekehrt bei Mykotrophiegrad 4 keine Art ohne Schaden auftritt und eine Häufung bei den höheren Schadstufen zu finden ist.
Im folgenden soll nun getestet werden, ob die beiden Merkmale Schadklasse und Mykotrophie (stochastisch) voneinander abhängig sind. Verwendet wurde dazu der G-Test (WEBER 1986, S. 209 ff.; Nullhypothese: die beiden Merkmale sind stochastisch unabhängig); Tabelle 2 stellt die Daten in der hierzu erforderlichen Kontingenztafel dar. Der Test führt zu einer Ablehnung der Nullhypothese mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 1 Prozent, das heißt, mit einer Sicherheit von 99 Prozent hängen Schadklasse und Mykotrophiegrad voneinander ab.

3. Voraussetzungen für das Entstehen von Ektomykorrhizen und mögliche Ursachen für Störungen der Symbiose

Die Bildung von Ektomykorrhizen ist ein Prozeß, an dem zahlreiche Faktoren mitwirken. Dabei bilden der Wirtsbaum, der Pilzpartner und zahlreiche Umweltfaktoren ein innig miteinander vernetztes komplexes System.

a) *Voraussetzungen auf seiten des Wirtsbaumes*

Ektomykorrhizen entstehen nur an jungen, wachsenden Wurzeln in einem bestimmten Entwicklungszustand, wobei die Erstansiedlung des Pilzes im Bereich der Rindenzellen kurz hinter der wachsenden und daher gut mit organischen Nährstoffen versorgten Wurzelspitze erfolgt. Alle Faktoren, die das Entstehen neuer Wurzeln hemmen, reduzieren auch die Bildung neuer Mykorrhizen, so zum Beispiel eine eingeschränkte Photosyntheseaktivität durch starke Beschattung oder Einwirkung von Luftverunreinigungen auf die Blätter. Darüber hinaus wird die Anlage neuer Wurzeln auch durch den Hormonhaushalt gesteuert, wobei sowohl die hormonellen Prozesse des Wirtsbaumes als auch des Pilzpartners von Bedeutung sind und beide Symbionten wiederum den Einflüssen der Umwelt unterliegen. Assimilate des Wirtsbaumes sind nicht nur von Bedeutung für das Entstehen neuer Wurzeln, sondern auch für die Ernährung des Pilzpartners, da die Pilze der Ektomykorrhizen weitgehend auf die Versorgung mit Zuckern durch den Wirtsbaum angewiesen sind.



Ektomykorrhizen einer Buche. Die Ektomykorrhizen sind im Vergleich zu ihren Trägerwurzeln angeschwollen. Von der Oberfläche der Ektromykorrhizen strahlen Pilzfäden in den Boden und erleichtern die Wasser- und Nährsalzaufnahme.

b) *Voraussetzungen auf seiten des Pilzpartners*

Die potentiellen Pilzpartner müssen in einer aktiven Form in der Nähe der jungen Wurzeln vorkommen. Zahlreiche Bodenbedingungen sowie die Stoffwechselprodukte von Begleitmikroorganismen (zum Beispiel Bakterien und Pilze) können die Mykorrhizapilze in ihrer Aktivität hemmen oder fördern. Der Pilzpartner muß befähigt sein, in den Stoffwechsel seiner Wirtspflanze einzugreifen, zum Beispiel durch Abscheidung von Wuchsstoffen, Cytokininen oder durch Verbindungen, die die Zerstörung von Wuchsstoffen in der Wurzel verhindern. Die durch den Pilz induzierte Wuchsstoffkonzentration in der Feinwurzel fördert nicht nur die Verzweigung des Wurzelsystems, sondern trägt auch zu einer rascheren Ableitung von Zuckern in die Wurzel bei. Die der Wirtspflanze entnommenen Zucker vermag der Pilz sogleich in pilzspezifische Stoffe umzuwandeln, so daß damit in der Zuckerkonzentration ein dauernder Gradient zu den Feinwurzeln erhalten bleibt, was den Abtransport fördert.

Die Abscheidung von Wuchsstoffen durch den Mykorrhizapilz steht in Relation zum Gehalt des Bodens an mineralischem Stickstoff. Das Optimum liegt bei relativ geringen Gehalten an mineralischem Stickstoff, es wird aber auch durch die mikrobielle Aktivität mit beeinflußt. Ein kontinuierlicher Eintrag von Stickoxiden und Ammonium in den Boden reduziert daher die Fähigkeit der Mykorrhizapilze, in den Stoffwechsel ihres Wirtsbaumes einzugreifen, wobei auf weniger fruchtbaren und stärker versauerten Böden diese Reduktion ausgeprägter ist.

c) *Umweltfaktoren*

Ektomykorrhizen zeichnen sich durch hohe Stoffwechselaktivitäten aus und benötigen daher in der Regel mehr Sauerstoff als unverpilzte Feinwurzeln. Jede Behinderung der Sauerstoffversorgung, etwa durch Bodenverdichtung, Abdecken der Bodenoberfläche mit luftundurchlässigen Materialien oder Staunässe, beeinträchtigt daher auch die Symbiose. In gleicher Richtung kann eine zu starke Versauerung des Bodens wirken, weil dadurch die mikrobielle Aktivität eingeschränkt wird und als Folge davon der Boden eher zur Dichtlagerung oder Verschlämmung neigt.

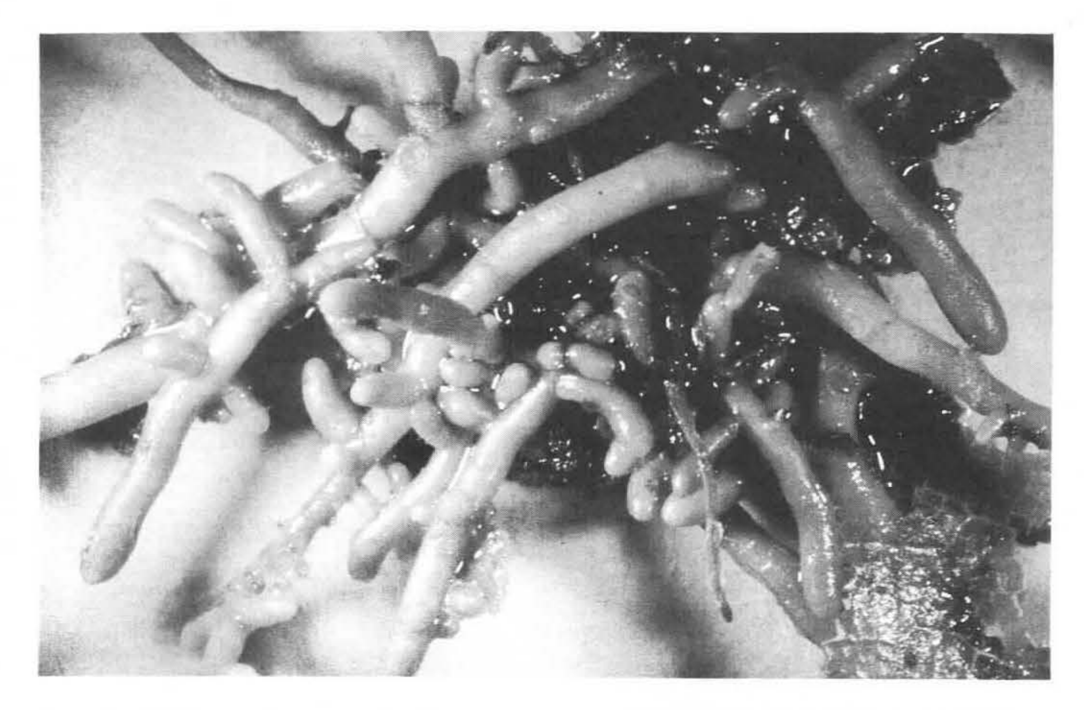
Der pH-Wert als solcher spielt für das Entstehen von Ektomykorrhizen eine nur untergeordnete Rolle, es gibt Pilzpartner sowohl für Kalkböden als auch für stark saure Böden. In Relation zum pH-Wert steht aber die Löslichkeit einiger toxischer Elemente wie Kupfer und Zink, die in stark saurem Milieu wesentlich löslicher sind und unter Umständen für Pflanzenwurzeln schädliche Konzentrationen erreichen können. Viele Mykorrhizapilze vermögen jedoch die Wurzeln vor der Einwirkung derartiger Elemente zu schützen, indem sie die Schadelemente in ihren Hyphen zurückhalten. Beliebig belastbar ist der „*Puffer Ektomykorrhiza*" nicht.

4. Konsequenzen für die Auswahl von Gehölzen

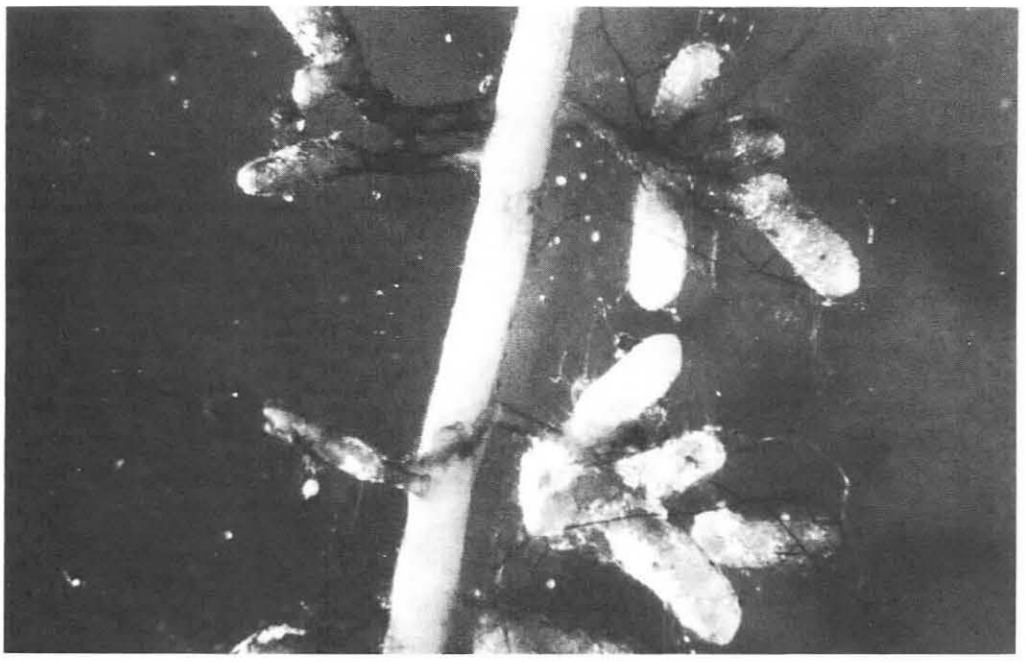
Die Betreuer städtischer Gehölze haben schon seit Jahrzehnten die Erfahrung machen müssen, daß Baumgattungen mit obligater Ektomykorrhiza wie *Fagus*, *Abies*, *Picea* oder *Pinus* für schwierige Standorte in Ballungsgebieten wenig geeignet sind, obwohl gerade Vertreter dieser Gattungen zu unseren wichtigsten Waldbäumen gehören. Die Abhängigkeit einer Baumgattung von der Ektomykorrhiza muß daher als ein negatives Auswahlkriterium für solche Gehölze gelten, die für schwierige Standorte in Ballungsgebieten vorgesehen sind. Umgekehrt ist die Fähigkeit, ohne Ektomykorrhiza zu leben, als ein positives Auswahlkriterium zu werten (vgl. MEYER 1982, S. 214—216).

Das Problem der Ballungsgebiete, nämlich geringere Verträglichkeit der Bäume mit obligater Ektomykorrhiza gegenüber Umweltbelastungen, ist heute auch zu einem Problem der reinen Waldgebiete geworden. Während es aber in Ballungsgebieten möglich ist, auf widerstandsfähigere fremdländische Baumarten auszuweichen, die den veränderten Standortbedingungen besser angepaßt sind, kann die Forstwirtschaft auf die einheimischen Arten mit obligater Ektomykorrhiza nur schwer verzichten, denn sie sind die wichtigsten Holzproduzenten. Allerdings bahnt sich auch in der Forstwirtschaft die Tendenz an, in stark belasteten Gebieten, wo Aspekte der Landschaftspflege Vorrang vor der Holzproduktion haben, weniger produktive Gehölze ohne Ektomykorrhiza auszupflanzen, wie Weide, Robinie, Eberesche und Süßkirsche.

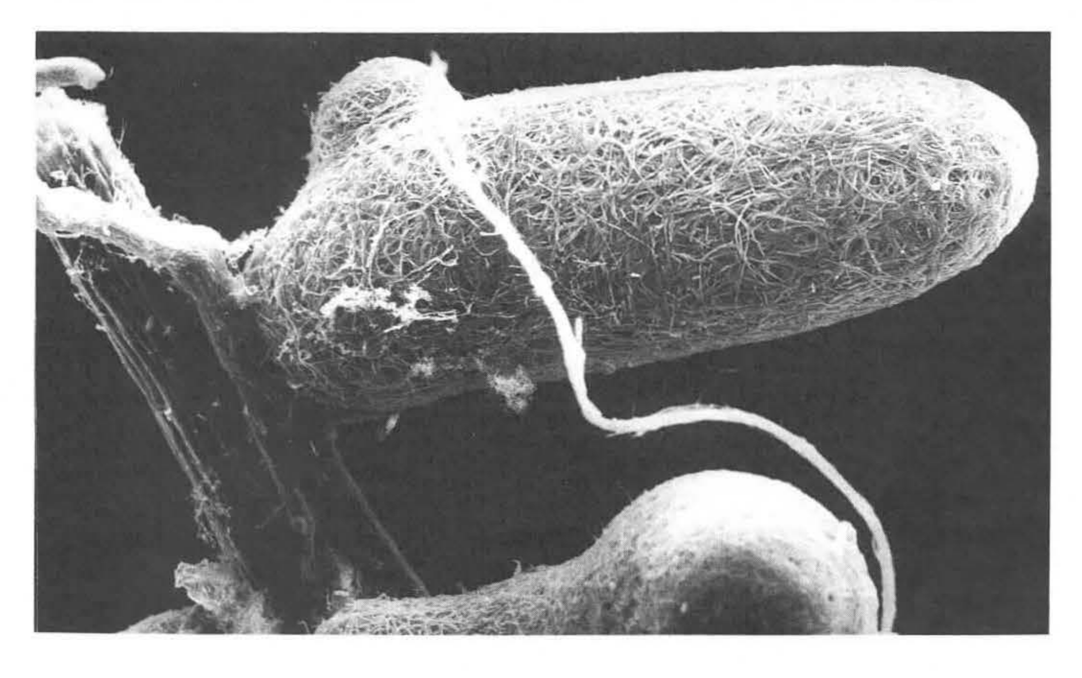
Von einer Schädigung sowohl in Grünanlagen der Ballungsgebiete (vgl. Tabelle 1) als auch im Walde ist leider die Eiche nicht ausgenommen. Sie gehört zu den Arten mit obligater Ektomykorrhiza und ist in dieser Hinsicht gegenüber Umweltbelastungen empfindlich. Andererseits weist sie aber einige für Ballungsgebiete positive Merkmale auf: Unter den Vertretern mit Ektomykorrhiza verträgt sie Bodenverdichtung relativ gut, ihre glänzende Blattoberseite (Wachsschicht) macht sie widerstandsfähiger gegenüber der direkten Einwirkung von Luftverunreinigungen auf das Blatt und gegenüber Trockenheit, ihre hohe Lebenserwartung bedingt eine späte Kulmination des laufenden jährlichen Zuwachses. Vor der Kulmination des laufenden jährlichen Zuwachses ist die Relation Photosynthese zu Atmung noch hoch, so daß Belastungen, die in der Regel mit Atmungssteigerungen einhergehen, besser abgefangen werden können. Auch die Versorgung der Mykorrhizapilze mit Kohlenhydraten ist leichter möglich sowie die Abpufferung eines zu hohen Angebotes an mineralischem Stickstoff (Festlegung des Stickstoffes in organischen Verbindungen und verstärktes Wachstum). Nach der Kulmination des laufenden jährlichen Zuwachses wird der



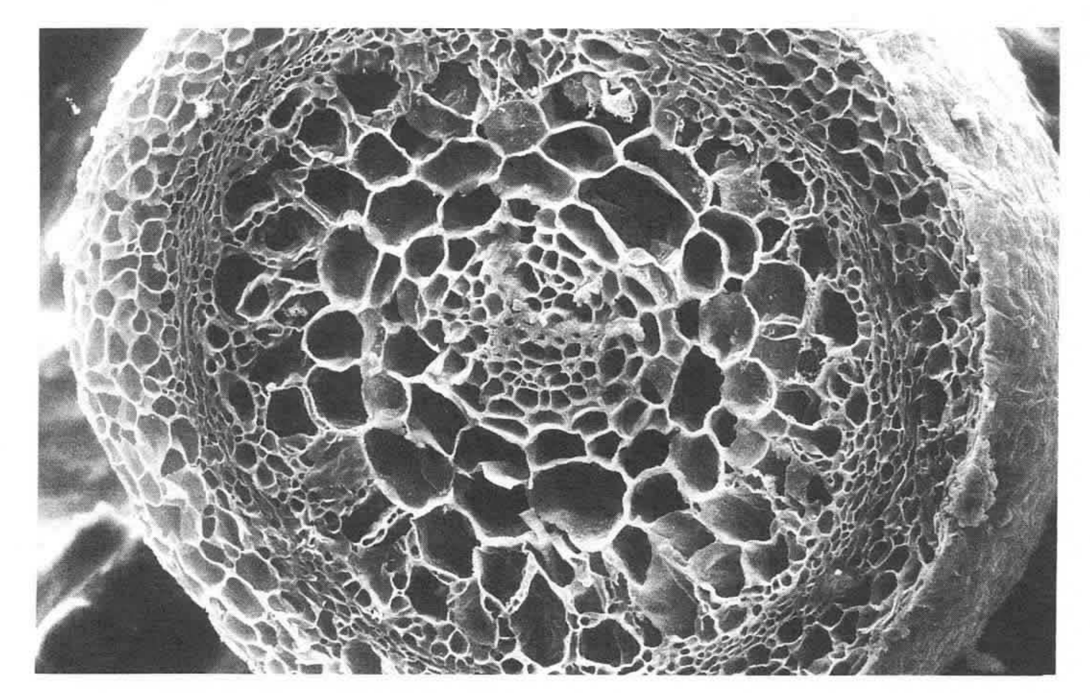
Die Mykorrhizapilze scheiden Wuchsstoffe aus, die das Wurzelsystem zu intensiver Verzweigung anregen (Bildung neuer Seitenwurzeln wird auch bei der Stecklingsvermehrung durch Wuchshormone angeregt).



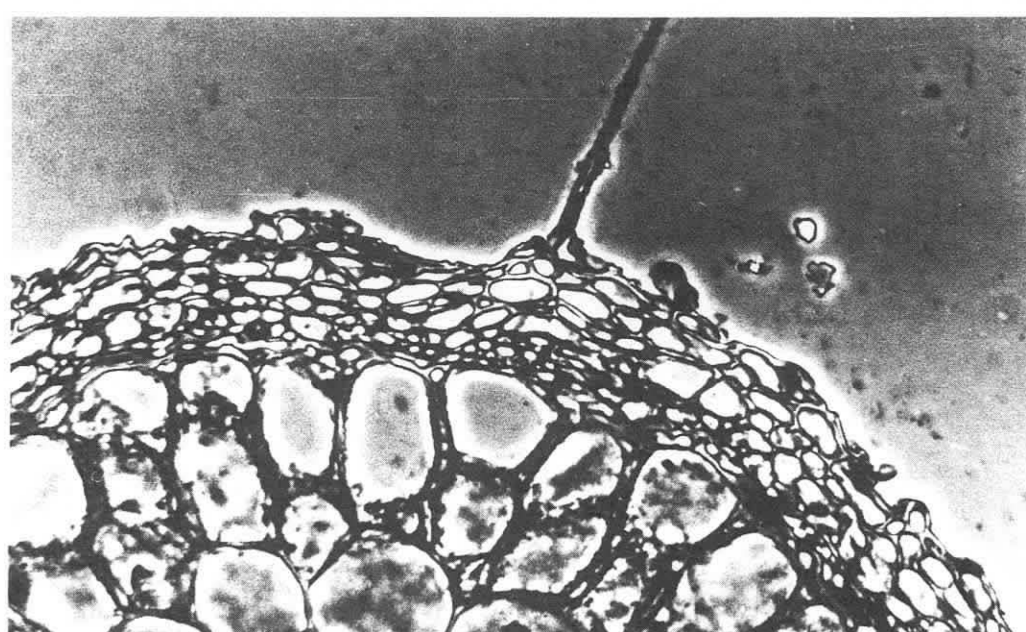
Ektomykorrhizen mit einem Pilzmantel, der eine watteähnliche Struktur aufweist.



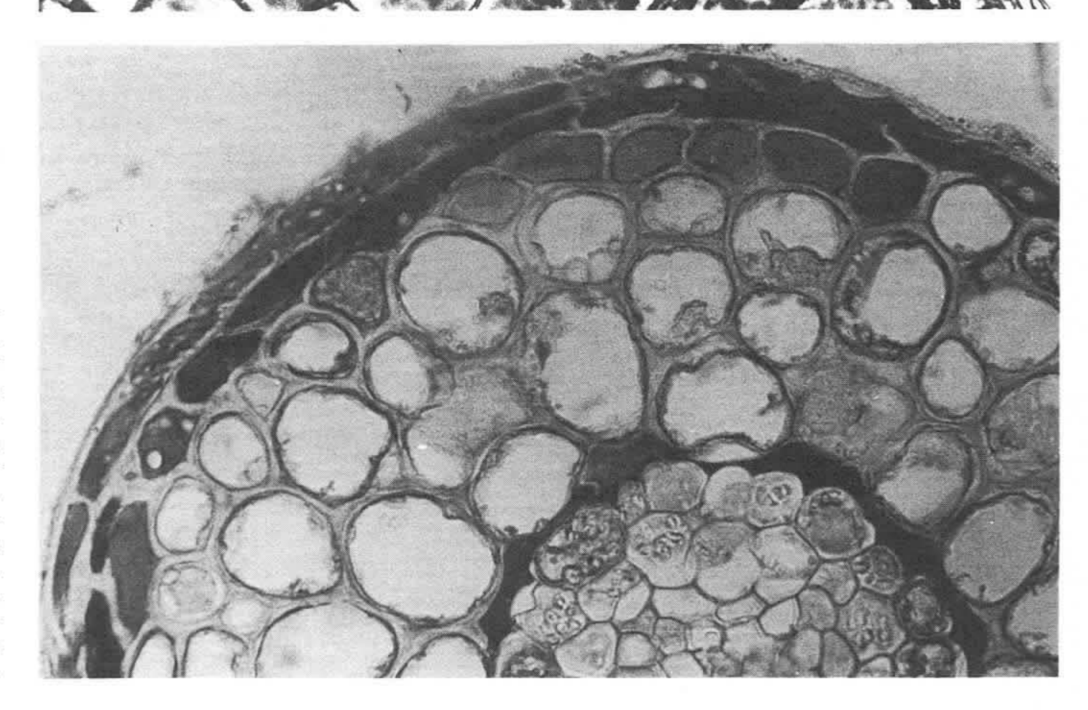
Stärker vergrößerte Ektomykorrhiza (Rasterelektronenmikroskop). Die miteinander verschlungenen Pilzfäden des Pilzmantels sind deutlich zu erkennen. Ein Strang aus Pilzfäden, der weit in den Boden reichen kann und die Wasser- und Nährsalzzufuhr erleichtert, ist im unteren Bildteil zu erkennen.



Querschnitt durch eine Ektomykorrhiza (Rasterelektronenmikroskop). Die kleinen Zellen im Zentrum des Bildes gehören zum Leitzylinder. Dieser wird umgeben von den größeren Zellen der Wurzelrinde. Die äußeren Rindenzellen sind umsponnen von kleinlumigen Pilzfäden. Dieser Kontaktbereich zwischen Rindenzellen und Pilzfäden („HARTIGsches Netz") dient dem Stoffaustausch zwischen beiden Symbiosepartnern. Ein breiter Pilzmantel umhüllt die Mykorrhiza. Der Pilzmantel schützt das Wurzelgewebe unter anderem vor einer Infektion mit schädlichen Bodenpilzen.



Querschnitt einer Ektomykorrhiza (Ausschnitt). Vom Pilzmantel strahlt ein Pilzfaden in den Boden aus. Die Pilzfäden vermögen durch Säureausscheidung den Aufschluß schwerer löslicher Nährstoffe zu erleichtern und können wegen ihres geringen Durchmessers (2 bis 7 Mikrometer) kleinere Bodenhohlräume wesentlich besser erschließen als Wurzelhaare.



Querschnitt durch eine Pseudomykorrhiza. Die Feinwurzeln obligat mykotropher Bäume werden bei Fehlen oder Schwächung der Ektomykorrhizapilze leicht von schädlichen Bodenpilzen befallen (die Querschnitte der Pilzfäden sind als helle Ringe in den äußeren Rindenzellen zu erkennen). Die Wurzel versucht sich der eingedrungenen Pilze unter anderem durch Abscheidung von Gerbstoffen zu erwehren (dunkel gefärbter Inhalt der äußeren Zellen). Die Fähigkeit der Pseudomykorrhizen zur Nährsalz- und Wasseraufnahme ist stark eingeschränkt. (Fotos: Verfasser)

Assimilatüberschuß geringer, da ein höherer Anteil für die Atmung der inzwischen relativ ausgedehnten heterotrophen Gewebe (alle lebenden Wurzelelemente inklusive Mykorrhiza, lebende Zellen des Stammes und der Äste) aufgewandt werden muß. Damit sinkt auch die Pufferkraft gegenüber Umweltbelastungen und einem zu hohen Angebot an mineralischem Stickstoff. (Sowohl in der Stadt als auch in unseren Wäldern sind Schäden an älteren Bäumen ausgeprägter.)

Wenn die relativ widerstandsfähige Eiche, wie die Erhebungen in den Bremer Grünanlagen zeigen, bereits eine derart hohe Schadrate aufweist, so ist dieses einerseits ein beunruhigendes Alarmsignal hinsichtlich des Ausmaßes der Luftverunreinigungen, und andererseits geht daraus hervor, daß die Ektomykorrhiza in der Ursachenkette des Baumsterbens unter dem Einfluß von Luftverunreinigungen eine wichtige Rolle spielt. Solange daher nicht deutlich verbesserte Umweltbedingungen vorliegen, sollte in stärker belasteten Gebieten vorerst auf die Pflanzung von Bäumen mit obligater Ektomykorrhiza verzichtet werden, da sie nicht mehr „standortgerecht" sind, wobei unter Standort in der Ökologie die Summe aller an einem Wuchsort einwirkenden Umweltfaktoren verstanden wird.

In den Ballungsgebieten sollten daher fremdländische Baumarten verstärkt bei Anpflanzungen berücksichtigt werden, wobei anzumerken ist, daß eine Reihe dieser Arten früher bei uns heimisch waren, im Verlauf der erdgeschichtlichen Entwicklungen (Eiszeiten) jedoch verdrängt wurden. Die Tabelle von Gehölzen mit vorteilhaften Eigenschaften für die städtische Umwelt (MEYER 1982) enthält zu mehr als Dreiviertel der Nennungen fremdländische Bäume. Kriterien für ihre Auswahl sind nicht nur das Fehlen der Ektomkorrhiza, sondern auch eine Reihe von Anpassungen an ein trockeneres Klima. So sind die geeigneten fremdländischen Bäume oft besonders wurzelaktiv und besitzen glänzende Blattoberseiten infolge einer Wachsschicht, die das einfallende Sonnenlicht stärker reflektiert. Gleichzeitig erhöht diese dickere Wachsschicht die Widerstandsfähigkeit gegenüber Luftverunreinigungen. Als vorteilhaft haben sich weiterhin Bäume mit Fiederblättern erwiesen (besserer Schutz vor Überhitzung des Blattes).

Die genannten Anpassungen an ein trockeneres Klima wirken sich auch vorteilhaft aus bei erschwerter Wurzelausbreitung (verdichteter oder vernäßter Bodenschichten) bzw. bei einer Reduktion des relativen Wurzelanteils. Denn eine im Vergleich zur Krone zu schwache Wurzel sichert nicht ständig eine ausreichende Versorgung mit Wasser und Nährstoffen, die am jeweiligen Standort im Mangel vorliegen. Eine Reduktion der relativen Feinwurzelmasse kann sich auch aus einem kontinuierlichen Stickstoffeintrag (Luftverunreinigungen) ergeben, denn Stickstoff fördert das Sproßwachstum wesentlich stärker als das der Wurzel.

Literatur

MEYER, F. H., 1982: Lebensbedingungen der Straßenbäume. Kriterien für die Auswahl von Gehölzen. In: F. H. MEYER: Bäume in der Stadt. S. 84–133, 199–216. 2. Auflage. E. Ulmer Verlag, Stuttgart.

WEBER, E., 1986: Grundriß der biologischen Statistik. 9. Auflage. G. Fischer Verlag, Stuttgart.